

УДК 597.585.2-169(261.4)

## ЭКОЛОГО-ПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АМЕРИКАНСКОГО МОРСКОГО ОКУНЯ *SEBASTES FASCIATUS* STORER, 1856 (SCORPAENIFORMES: SEBASTIDAE) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА СОСТАВА СООБЩЕСТВ ЕГО ПАРАЗИТОВ

© 2022 г. Ю. И. Бакай<sup>1</sup>\*, А. Ю. Рольский<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИРО”) (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича), Мурманск 183038, Россия

<sup>2</sup>Мурманский государственный технический университет, Мурманск 183010, Россия

\*e-mail: bakay@pinro.ru

Поступила в редакцию 08.12.2020 г.

После доработки 05.02.2021 г.

Принята к публикации 24.06.2021 г.

Приведены результаты исследования состава, экологии и формирования сообществ паразитов у американского окуня *Sebastes fasciatus* Storer, 1856. Географические особенности состава сообществ паразитов этого хозяина в северо-западной Атлантике свидетельствуют о наличии шести группировок американского окуня разной степени обособленности. Наиболее обособленные группировки обитают в зал. Святого Лаврентия и на банке Флемиш-Кап. Результаты сравнительного анализа генетических данных и некоторых морфологических признаков *S. fasciatus*, представленные в литературных источниках, не противоречат полученным выводам.

**Ключевые слова:** американский окунь *Sebastes fasciatus*, эколого-популяционная характеристика, сообщества паразитов, формирование, северо-западная Атлантика

**DOI:** 10.31857/S0134347522010028

Американский морской окунь *Sebastes fasciatus*, как и другие североатлантические виды рода *Sebastes*, — это придонно-пелагический вид с внутренним оплодотворением и яйцеживорождением. Ему свойственно симпатрическое обитание с окунем-клювачем *S. mentella* Travin, 1951 и золотистым окунем *S. norvegicus* Ascanius, 1772. Внешнее сходство этих близкородственных видов затрудняет их видовую идентификацию (Литвиненко, 1985; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin et al., 2002). Сложность определения связана и с межвидовой гибридизацией этих видов (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2013; Valentin et al., 2014; Saha et al., 2017), которая значительно ограничивает возможность применения морфологических методов видовой идентификации и обостряет проблему изучения видовой структуры. Кроме того, до 1970-х гг. большая часть данных относилась к сборному виду *S. marinus*, включавшему указанные выше виды морских окуней (Барсуков, Захаров, 1972).

Эколого-популяционные исследования американского окуня, обитающего у побережья Канады и на банке Флемиш-Кап, ограничены попытками дифференциации особей этого вида от окуня-

клювача и их гибридов, изучением соотношения их численности по районам, а также вероятных миграций *S. fasciatus*, определением мест его репродукции и локальных группировок (Templeman, 1961, 1980; Сорокин, 1977; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Roques et al., 2001; Valentin et al., 2002). Высказано предположение о наличии до девяти локальных группировок этого вида (Литвиненко, 1985; St.-Pierre, de Lafontaine, 1995).

На основании изучения 13 микросателлитных локусов и некоторых морфологических признаков установлено, что группировка американского окуня в зал. Святого Лаврентия не только отличается от его группировок в других районах, но неоднородна и в самом заливе (Valentin, 2006). Данные микросателлитного и морфометрического анализов (Valentin et al., 2014), а также результаты изучения однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs) с помощью методов высокопроизводительного секвенирования (Benestan et al., 2021) указывают на существование в зал. Святого Лаврентия значительно обособленной популяции американского окуня в районе фьорда Бонн Бэй (западное побережье Ньюфаундленда). Отмечена слабая структурированность вида на большой ак-

ватории между тремя обширными районами: зал. Святого Лаврентия с Каналом Лаврентия, где присутствует высокий (до 15%) уровень межвидовой гибридной окунем-клювачем, зал. Мэн и Большой Ньюфаундлендской банкой (БНБ) (Roques et al., 2001).

Результаты генетических исследований не исключают возможность миграции особей американского окуня в направлении зал. Святого Лаврентия из смежных районов и предполагают самостоятельность группировки этого вида в зал. Мэн. Популяционная структура американского окуня в меньшем пространственном масштабе, выявленная с помощью генетического (зал. Святого Лаврентия + Канал Лаврентия) и морфометрического (зал. Мэн) анализов, требует дальнейшего изучения (Valentin et al., 2014). Специализированные генетические исследования *S. fasciatus*, обитающего в районе банки Флемиш-Кап, не проводились.

Эти неопределенности повышают актуальность паразитологических исследований американского окуня, поскольку использование паразитов в качестве естественных меток для изучения популяционной биологии, миграций и филогении рыб является общепризнанным подходом (Коновалов, 1971; Гаевская, Ковалева, 1986; Williams et al., 1992; MacKenzie, Aabaunza, 2005; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Эколого-паразитологический метод предполагает исследование не только видового состава, но и условий формирования сообществ паразитов хозяина, что не отражено в публикациях по паразитам данного вида морских окуней (Bourgeois, Ni, 1984; Khan et al., 1986; Scott, 1988; Moran et al., 1996).

Известны попытки выделения группировок морских окуней рода *Sebastes* у побережья Канады на основе дискретного характера заражения их копеподами *Sphyrion lumpi*, *Chondracanthus nodosus* и *Peniculus clavatus*, а также личинками нематод *Anisakis* sp., *Contraeaecum* sp. и цестоды *Eubothrium* sp. (Sindermann, 1961; Янулов, 1962; Kabata, 1963). Однако недостатками этих работ являются отсутствие на момент их публикации достоверной дифференциации видов рода *Sebastes* и проведение анализа встречаемости ограниченного числа видов (1–6) их паразитов.

Цель настоящей работы – представить эколого-географическую характеристику составов сообществ паразитов американского окуня в северо-западной Атлантике и использовать ее для выявления особенностей популяционной биологии этого хозяина.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

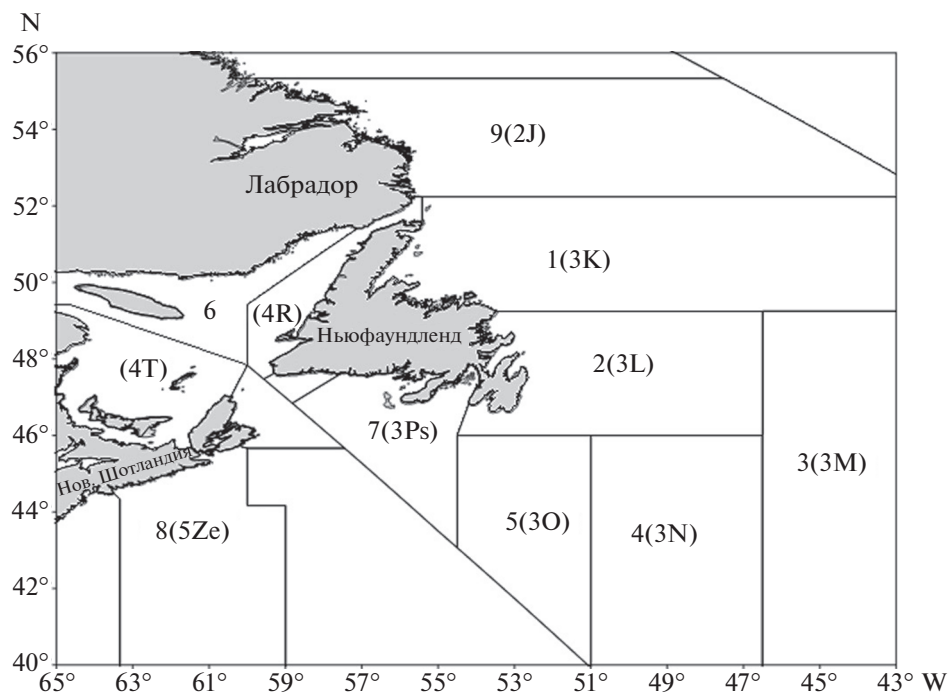
Пробы американского окуня брали из уловов донного трала на глубинах 240–410 м в апреле–июне 1986–1987 гг. и 1990 г. на банке Флемиш-Кап

(микрорайон 3М), на двух южных (микрорайоны 3N, 3O) и двух северных (микрорайоны 3L, 3K) участках БНБ (рис. 1). Границы микрорайонов соответствуют установленным Организацией по регулированию промысла в северо-западной Атлантике (NAFO – Northwest Atlantic Fisheries Organization) (NAFO, Regulatory area map, 2020). Полное паразитологическое вскрытие (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) и видовая идентификация обнаруженных паразитов проведены для 110 экз. американского окуня в возрасте 4–20 лет длиной *TL* от 15 до 38 см (90 экз. в районах БНБ и 20 экз. на банке Флемиш-Кап). Паразитов крови не исследовали. Видовую принадлежность американского окуня определяли согласно “Методическим указаниям ...” (1984), возраст рыб – по чешуе (Чугунова, 1959).

Показателями степени зараженности паразитами служили экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, зараженных паразитом данного вида (% от числа исследованных), и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Значимость различий (*p*) в ЭИ паразитами оценена по тесту критерия значимости ( $\chi^2$ ) при уровне значимости *p* < 0.05 (Бреев, 1976). Для определения зараженности рыб копеподой *Sphyrion lumpi* регистрировали живых особей паразита и следы его инвазии (остатки цефалоторакса) (Бакай, Карасев, 1995). К видам, формирующим “ядро” сообществ паразитов, относили доминантные виды, имеющие наибольшие показатели зараженности и обнаруженные у рыб во всех или в большинстве районов. Таксономический состав сообществ паразитов указан согласно современным данным (WoRMS, 2019).

Экологический анализ состава сообществ паразитов основан на методе вертикальной зональности экологических группировок, предложенном Андрияшевым (1979) и Гаевской (1984). Принадлежность видов паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определяли по литературным данным (Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, MacKenzie, 2001) и результатам собственных исследований.

При оценке степени обособленности сравниваемых группировок американского окуня исходили из ее обратной зависимости от значений меры сходства ( $L_0$ ) составов сообществ его паразитов (Андреев, Решетников, 1978), определяемой по коэффициенту Серенсена–Чекановского (Бейли, 1970), а также по методу анализа главных компонент (Коросов, Горбач, 2010). При изучении особенностей географической структуры сообществ паразитов американского окуня использовали данные, полученные авторами при исследовании районов банки Флемиш–Кап (микрорайон 3М NAFO) и Большой Ньюфаундлендской банки



**Рис. 1.** Районы, в которых исследованы сообщества паразитов американского окуня *Sebastes fasciatus* (в районах 1–5 исследования проводили авторы, данные для районов 6–9 опубликованы ранее): 1 – Северная Ньюфаундлендская банка, 2 – северо-восток БНБ, 3 – банка Флемиш-Кап, 4 и 5 – юго-восток и юго-запад БНБ, 6 – зал. Святого Лаврентия, 7 – банка Сент-Пьер, 8 – шельф Новой Шотландии, 9 – Южный Лабрадор. В скобках указаны обозначения микрорайонов в соответствии с картами Организации по регулированию промысла в северо-западной Атлантике (NAFO – Northwest Atlantic Fisheries Organization).

(микрорайоны 3К, 3L, 3N, 3O NAFO), а также литературные данные по зал. Святого Лаврентия (Moran et al., 1996), поскольку лишь для этих районов имеются сведения о большинстве таксонов паразитов данного хозяина. Под “формой популяционного ранга” понимали группу особей одного вида с очевидным воспроизводством, но недоказанными его постоянством и длительностью (Яблоков, 1987). Группировки – группы особей американского окуня с определенной обособленностью, приводящей к снижению потока генов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенных исследований американского окуня из пяти районов обнаружены паразиты 17 видов, относящиеся к шести классам (табл. 1): Мухозоа (4 вида), Cestoda (2 вида), Trematoda (5 видов), Chromadorea (2 вида), Palaeanthocephala (1 вид) и Hexanauplia (3 вида). Впервые для этого хозяина указаны 3 вида Мухозоа: *Muxidium obliquelineolatum*, *Leptothecha adeli* и *Pseudoalataspora sebastei*, которые обнаружены у рыб во всех исследованных нами районах (ЭИ от 5 до 65%). Повсеместно встречались *Derogenes varicus* и *Podocotyle reflexa* (Trematoda), ЭИ которых на северо-востоке БНБ достигала 40 и 80% соответственно, а также личиночные формы хроматорид *Anisakis simplex*

(ЭИ от 20 до 75%) и *Hysterothylacium aduncum* (ЭИ от 20 до 90%). Копеподы *Chondracanthus nodosus* и *Peniculus clavatus*, микроспоридия *Leptothecha adeli* и личинки цестоды *Scolex pleuronectis* обнаружены у американского окуня в четырех районах. Другие паразиты найдены у этого хозяина в 1–3 районах.

Состав сообществ паразитов американского окуня изменялся от 10 видов на севере исследованной акватории (рис. 1, район 1) до 15 видов на юге (рис. 1, район 4). Полученные результаты свидетельствуют о выраженных географических отличиях как состава сообществ паразитов этого хозяина, так и степени его зараженности паразитами многих общих видов (см. табл. 1). Обнаруженные виды паразитов относятся к мезобентальному (7 видов), полизональному (6 видов) и мезопелагическому (4 вида) экологическим комплексам при доминировании (11 видов) арктическо-бореального зоогеографического комплекса, из которых 5 видов – аркто-амфибореальные.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На основании полученных результатов и с учетом литературных данных (Bourgeois, Ni, 1984; Khan et al., 1986; Scott, 1988; Moran et al., 1996) показано, что сообщества паразитов американского

Таблица 1. Структура сообществ паразитов американского окуня *Sebastes fasciatus* в районах акватории шельфа Канады

Паразит (класс)	Комплексы видов		Район (n, экз. – количество исследованных рыб)										Значимость различий (p)	
	ЭкоК	3-ГК	собственные данные					литературные данные						
			1 (n = 20)	2 (n = 20)	3 (n = 20)	4 (n = 30)	5 (n = 20)	6 <sup>3</sup> (n = 50)	7 <sup>1</sup> (n = 66)	8 <sup>2</sup> (n = 221)	9 <sup>1</sup> (n = 14)			
<i>Ichthyophonus hoferi</i> <sup>5</sup> (Mi)	ПЗ	К	+	+	+	+	+	+	+	+	6.0/ 42.0/	+	+	>0.05
<i>Eimerida</i> gen. sp.* (Co)	ЭК	К	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.05
<i>Muxidium incurvatum</i> * (My)	МБ	амБ	5.0/ 5.0/	20.0/ 45.0/	5.0/ 5.0/	13.3/ 13.3/	5.0/ 10.0/	–	–	–	–	–	–	<0.05
<i>M. obliqueincolatum</i> * (My)	МБ	амБ	+	+	–	+	+	+	+	+	–	+	+	<0.05
<i>M. sphaericum</i> <sup>3</sup> (My)	МБ	амБ	+	+	+	+	+	+	+	+	32.0/	+	+	>0.05
<i>Seratomyxa macrospora</i> <sup>3</sup> (My)	МБ	амБ	10.0/	15.0/	–	3.3/	5.0/	–	–	–	–	–	–	<0.05
<i>Leptotheca adelii</i> * (My)	МБ	амБ	35.0/	65.0/	15.0/	20.0/	20.0/	20.0/	20.0/	20.0/	–	–	–	<0.05
<i>Pseudoalataspora seabasteri</i> */** (My)	МП	АамБ	–	–	45.0/1.1	6.7/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	2.0/0.02	1.5/0.02	2.5/0.02	>0.05
<i>Grillotia</i> sp. pl. (Ce)	ПЗ	амБ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.05
<i>Scolex pleuronectis</i> pl.*/** (Ce)	ПЗ	К	15.0/1.5	50.0/8.8	–	13.3/0.2	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	22.0/0.3	–	–	<0.05
<i>Anomalotrema koiaae</i> * (Tr)	МБ	амБ	20.0/0.3	10.0/0.1	5.0/0.05	–	–	–	–	–	2.0/+	–	–	<0.05
<i>Brachyphallus srenatus</i> (Tr)	ЭК	АамБ	–	–	–	–	–	–	–	–	4.0/0.04	–	–	<0.05
<i>Derogenes varicus</i> */** (Tr)	ПЗ	К	5.0/0.05	40.0/1.0	10.0/0.1	3.3/0.03	5.0/0.05	5.0/0.05	5.0/0.05	5.0/0.05	46.0/1.0	15.2/0.2	11.0/0.1	<0.05
<i>Gonoserca</i> sp. (Tr)	ЭК	амБ	–	–	–	–	–	–	–	–	2.0/0.2	–	–	>0.05
<i>Hemimerus levinsoni</i> * (Tr)	ПЗ	АамБ	–	–	–	–	–	–	–	–	10.0/0.2	6.1/0.2	9.5/0.2	<0.05
<i>Lecithaster gibbosus</i> * (Tr)	ПЗ	АамБ	–	10.0/0.2	–	–	–	–	–	–	12.0/0.3	3.0/0.05	1.9/0.05	>0.05
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> * (Tr)	МП	АамБ	–	5.0/0.1	–	25.0/0.5	–	–	–	–	80.0/3.8	4.5/0.2	1.6/0.02	<0.05
<i>Podocoryle reflexa</i> */** (Tr)	МБ	АамБ	10.0/0.1	80.0/1.7	15.0/0.3	3.3/+	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	40.0/0.9	34.8/0.8	9.1/0.2	<0.05
<i>Oprescoelidae</i> gen. sp. (Tr)	МБ	амБ	–	–	–	–	–	–	–	–	14.0/0.1	–	–	<0.05
<i>Steganoderma formosum</i> (Tr)	ЭК	амБ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.3/	>0.05
<i>Anisakis simplex</i> 1.*/** (Ch)	ПЗ	К	25.0/0.5	20.0/0.7	75.0/2.0	66.7/1.4	25.0/1.1	25.0/1.1	25.0/1.1	25.0/1.1	38.0/0.6	27.3/0.8	4.4/	<0.05
<i>Hysterothylacium aduncum</i> 1.*/** (Ch)	ПЗ	АамБ	20.0/0.3	20.0/0.4	90.0/5.2	30.0/0.6	45.0/1.3	45.0/1.3	45.0/1.3	45.0/1.3	58.0/1.2	33.3/0.4	1.3/0.1	<0.05
<i>Pseudoterranova desipiens</i> 1.* (Ch)	ПЗ	АамБ	–	–	–	–	–	–	–	–	8.0/0.1	–	–	<0.05
<i>Echinorhynchus gadii</i> * (Pa)	ПЗ	амБ	–	–	–	3.3/0.03	–	–	–	–	–	–	1.6/	>0.05
<i>Chondracanthus nodosus</i> * (He)	МБ	амБ	–	80.0/0.1	5.0/0.1	15.0/0.2	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	10.0/0.1	24.0/0.5	–	–	<0.05
<i>Peniculus clavatus</i> * (He)	МП	амБ	–	5.0/0.1	5.0/0.05	5.0/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	5.0/0.1	–	–	–	>0.05
<i>Sphyrion lumpi</i> 4.* (He)	МП	амБ	–	–	5.0/0.1	3.3/0.03	5.0/0.05	5.0/0.05	5.0/0.05	5.0/0.05	2.0/	–	–	>0.05
<i>Lafysius morhuanus</i> (He)	ЭК	амБ	–	–	–	–	–	–	–	–	2.0/+	–	–	>0.05

Примечание. Обозначение районов, как на рис. 1; перед косой чертой – ЭИ, % и за чертой – ИО, экз. (не определены у Мухозоя); “+” – паразит указан без данных о встречаемости; “?” – паразит не указан, но вероятен; ЭкоК – экологические комплексы, 3-ГК – зоогеографические комплексы; \*определяет общий облик фауны, \*\*паразиты “ядра” фауны; классы: Му – Мухозоя, Ми – Микроспора, Со – Sponoidasida, Се – Sestoda, Гр – Trematoda, Ch – Chromadorea, Pa – Palaeoanthosperhala, He – Hexapala; комплексы видов: МБ – мезобентальный, ЭК – эпиконтинентальный, МП – мезопелагический, ПЗ – полизональный, АамБ – арктическо-бореальный, АмБ – аркто-амфиборсальный, амБ – амфиборсальный, атБ – атлантическо-бореальный, К – космополиты; <sup>1-3</sup> по литературным данным; <sup>1</sup> Bourgeois, Ni, 1984 (кроме Protozoa), <sup>2</sup> Khan et al., 1986 (только Мухозоя), <sup>3</sup> Morgan et al., 1996; <sup>4</sup> с учетом остатков инвазии.

окуня в северо-западной Атлантике на акватории, охватывающей большую часть его ареала, насчитывают 29 видов, принадлежащих восьми классам (см. табл. 1): Microsporea (1 вид), Conoidasida (1 вид), Мухозоа (6 видов), Cestoda (3 вида), Trematoda (10 видов), Chromadorea (3 вида), Platyhelminthes (1 вид) и Hexanauplia (4 вида).

Некоторые паразиты – *Gonocerca* sp., *Stegano-derma formosum*, *Lafystius morhuanus* – нехарактерны для американского окуня, поскольку были найдены только у 0.3–2.0% рыб, как правило, лишь в одном из указанных районов или, как *Ichthyophonus hoferi*, отмечены очень давно (1950-е гг.). Наличие *Myxidium sphaericum* и *Ceratomyxa macrospora* (Мухозоа), ранее указанных (Khan et al., 1986) для районов 1–5, сомнительно, поскольку эти виды не встречены нами у нескольких сотен исследованных здесь особей рода *Sebastes* (Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2012, 2020). Поэтому реальное число видов, определяющих общий облик сообществ паразитов американского окуня, не превышает 20. Среди них 6 видов (*P. sebastei*, *S. pleuronectis*, *D. varicus*, *P. reflexa*, *A. simplex*, *H. aduncum*) формируют “ядро” сообществ паразитов этого хозяина (табл. 1) и 6 видов (микроспоридии *L. adeli*, *M. obliquelineolatum*, *P. sebastei* и копеподы *C. nodosus*, *P. clavatus*, *S. lumpi*) специфичны роду *Sebastes* в морях северной Атлантики (Бакай, 2016, 2020).

Наличие доминантных и более редких видов паразитов, приобретаемых американским окунем при потреблении в пищу придонных планктонных беспозвоночных (Calanoida, Hyperiidea, Euphausiacea, Sagittoidea), которые служат промежуточными хозяевами в жизненных циклах многих гельминтов (Scott, 1969; Koie, 1979, 1981, 1993; Smith, 1983), свидетельствует о том, что экологотрофический фактор является ведущим при формировании свойственных рыбам-планктофагам сообществ паразитов этого хозяина.

Общий облик сообществ паразитов американского окуня сформирован видами четырех экологических комплексов (см. табл. 1), где наиболее массово представлены полизональный (8 видов) и мезобентальный (7 видов) комплексы (рис. 2а). В зоогеографических комплексах доминируют виды арктическо-бореального комплекса (65%), 15% видов относятся к бореальному комплексу, а 20% – это виды-космополиты (рис. 2б).

Наибольшее разнообразие (20 видов) отмечено в сообществе паразитов американского окуня, обитающего в зал. Святого Лаврентия, в связи с богатым составом гельминтов (70% от общего числа паразитов); в других районах – это 10–15 видов, среди которых доля гельминтов составляла 46–60%. Результаты сравнительного анализа сообществ паразитов *S. fasciatus* из пар смежных районов (кроме 5-го и 4-го) указывают на отличия в их

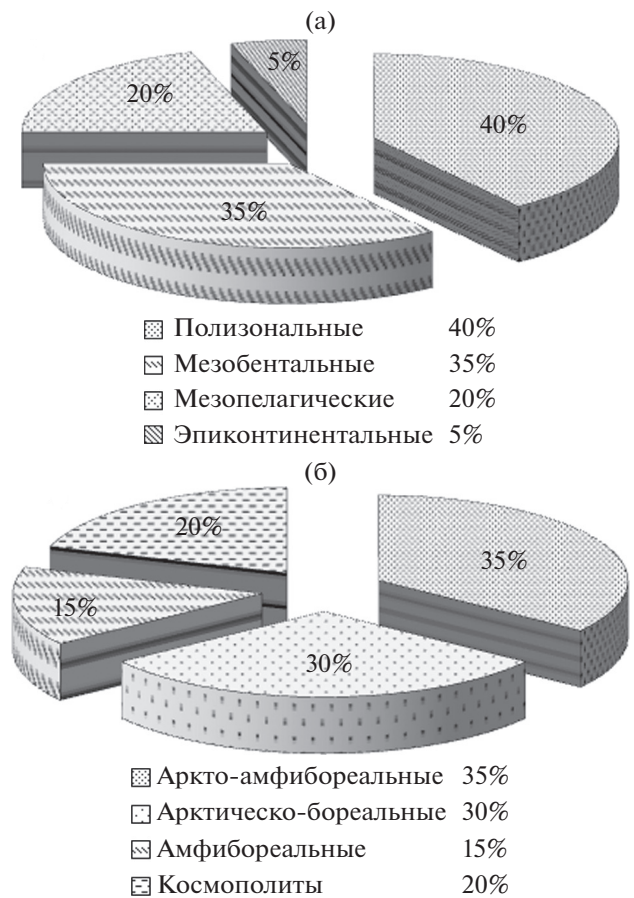


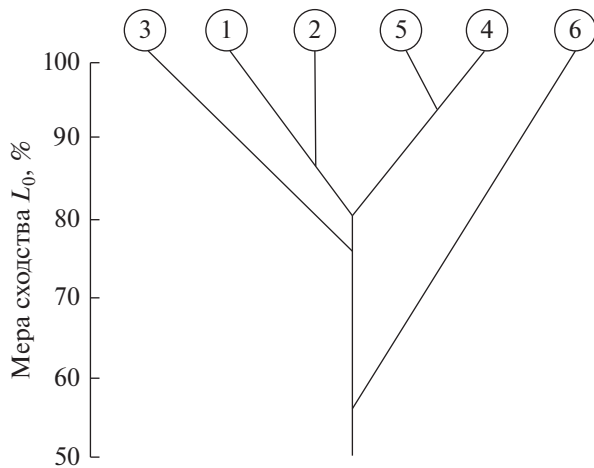
Рис. 2. Доля видов паразитов разных экологических (а) и зоогеографических (б) комплексов у американского окуня *Sebastes fasciatus*.

составах и на значимые различия степени зараженности паразитами многих общих видов (см. табл. 1).

При географическом анализе составов сообществ паразитов американского окуня (рис. 3) максимальная мера сходства ( $L_0 = 94\%$ ) показана для районов 4 и 5, а также 1 и 2 ( $L_0 = 86\%$ ). Наибольшее отличие составов сообществ паразитов этого хозяина характерно для района 6 (зал. Святого Лаврентия) ( $L_0 = 48–63\%$ ) и района 3 (банка Флемиш-Кап) ( $L_0 = 79\%$ ).

Результаты кластерного анализа также указывают на значительные отличия составов сообществ паразитов американского окуня в зал. Святого Лаврентия и, в меньшей степени, в районе банки Флемиш-Кап (рис. 4), так как 6 видов паразитов (*Eimeriida* gen. sp., *Brachyphallus crenatus*, *Gonocerca* sp., Opencolidae gen. sp., *Pseudoterranova decipiens* l., *Lafystius morhuanus*) отмечены только в зал. Святого Лаврентия (Morgan et al., 1996), а на банке Флемиш-Кап не обнаружены паразит-индикатор *Leptotheca adeli* (табл. 2), *Scolex pleuronectis* pl. и *Lecithophyllum botryophoron*, встреченные у этого





**Рис. 3.** Дендрограмма сходства ( $L_0$ ) состава сообществ паразитов американского окуня шести районов. Обозначение районов, как на рис. 1.

хозяина в большинстве районов (Bourgeois, Ni, 1984; Moran et al., 1996).

Высокая степень сходства особенностей географической структуры сообществ паразитов американского окуня, полученная двумя методами (см. рис. 3 и 4), свидетельствует о корректности наших результатов и валидности таких оценок.

Известно, что из трех видов морских окуней рода *Sebastes*, симпатрически обитающих на акватории шельфа Канады, в апреле–июле выметывает предличинок преимущественно (81–90%) американский окунь, доминирующий и по численности (56–99% особей) (Bainbridge, Cooper, 1971; Templeman, 1980; Барсуков и др., 1990; Lambert et al., 2003; Melnikov, 2016). Предполагается, что личинки и пелагическая молодежь американского окуня не подвержены протяженному переносу в потоках течений, а попадают в квазистаци-

онарные круговороты, характерные для шельфовой зоны Канады (Литвиненко, 1981, 1985).

Учитывая существенную оседлость американского окуня, его популяционные характеристики и результаты эколого-паразитологического анализа, можно предположить наличие на акватории шельфа Канады шести группировок этого вида разной степени обособленности, определяемых как формы популяционного ранга. Наибольшая обособленность группировки данного вида морских окуней в зал. Святого Лаврентия (рис. 1, район б) обусловлена особенностями океанографических условий этой в значительной степени замкнутой акватории. Результаты изучения микросателлитных локусов и некоторые морфологические признаки рыб свидетельствуют о том, что эта группировка не однородна и внутри залива (Valentin et al., 2014; Benestan et al., 2021).

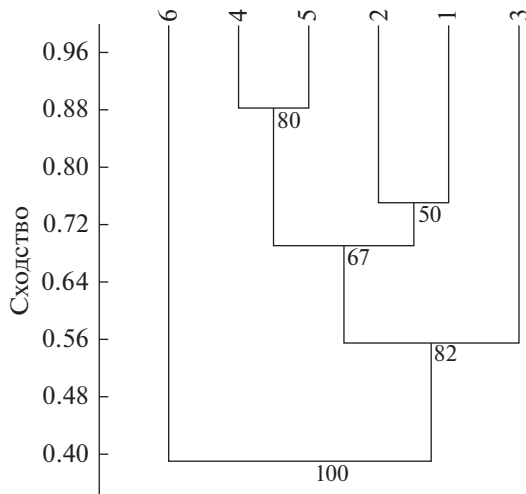
Литературные данные (Bourgeois, Ni, 1984; Scott, 1988) по 13 видам гельминтов американского окуня, обитающего в акватории шельфа Новой Шотландии (район 8) и банки Сент-Пьер (рис. 1, район 7), указывают на сходство составов сообществ паразитов (см. табл. 1). Вероятно, в этих районах обитает единая его группировка. Значимые различия показателей зараженности отмечены лишь для трех общих для этих районов видов гельминтов (*Podocotyle reflexa*, *Anisakis simplex* l. и *Hysterothylacium aduncum* l.), обычных для данного хозяина и других рыб. Обособленность группировки американского окуня этих районов от группировки в сопредельном зал. Святого Лаврентия подтверждается отсутствием Нехауплиа (Bourgeois, Ni, 1984) и значимыми различиями ( $p < 0.05$ ) в зараженности такими видами, как *Scolex pleuronectis* pl., *Derogenes varicus*, *Lecithophyllum botryophoron*, *Lecithaster gibbosus*, *H. aduncum* l. и *Pseudoterranova decipiens* l. (Moran et al., 1996).

Данные генетических исследований (Valentin, 2006; Valentin et al., 2014) не исключают ограни-

**Таблица 2.** Экстенсивность заражения (%) американского окуня *Sebastes fasciatus* потенциальными паразитами-индикаторами в разных районах акватории шельфа Канады

Паразит (класс)	Район									(p)
	1	2	3	4	5	6 <sup>2</sup>	7 <sup>1</sup>	9 <sup>1</sup>		
	собственные данные					литературные данные				
<i>Muxidium incurvatum</i> (Му)	5.0	20.0	5.0	5.0	13.3	42.0	?	?	<0.05	
<i>M. obliquelineolatum</i> (Му)	5.0	45.0	5.0	10.0	13.3	—	?	?	<0.05	
<i>Leptotheca adeli</i> (Му)	10.0	15.0	—	5.0	3.3	?	?	?	<0.05	
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> (Му)	35.0	65.0	15.0	20.0	20.0	?	?	?	<0.05	
<i>Chondracanthus nodosus</i> (He)	—	8.3	2.1	10.0	13.3	24.0	—	7.1	<0.05	

Примечание. Обозначение районов, как на рис. 1 и в табл. 1; количество исследованных рыб по районам, как в табл. 1; (p) – значимость различий; классы: Му – Мухозоа, He – Нехауплиа; <sup>1–2</sup> по литературным данным: <sup>1</sup> Bourgeois, Ni, 1984 (кроме Protozoa); <sup>2</sup> Moran et al., 1996; “?” – данные паразиты не исследованы.



**Рис. 4.** Географическая структура состава сообществ паразитов американского окуня шести районов по результатам кластерного анализа (индекс Жаккара). Цифрами указаны значения бутстреп-анализа. Обозначение районов, как на рис. 1 и 3.

ченные миграции американского окуня в зал. Святого Лаврентия из смежных районов шельфа Ньюфаундленда, Новой Шотландии и Лабрадора. Миграциям способствует проникновение в залив на юго-востоке глубинного течения, несущего смешанные воды Лабрадорского течения и Новошотландского шельфа, а на северо-востоке — вод Лабрадорского течения (Океанографическая энциклопедия, 1974). Результаты микросателлитного анализа показали самостоятельность группировки этого вида, обитающей в зал. Мэн (Roques et al., 2001; Valentin et al., 2014).

Присутствие у американского окуня гельминтов *Grillotia* sp. pl., *Anomalotrema koiae*, *Hemiurus levinseni* и *L. gibbosus* только на банке Сент-Пьер и акватории шельфа Новой Шотландии, а также значимые различия ( $p < 0.05$ ) в зараженности общими для этого хозяина *S. pleuronectis* pl., *D. varicus*, *L. botryophoron*, *A. simplex* l. и *H. aduncum* l. свидетельствуют об обособленности его группировки районов 8 и 7 от группировки в южной части БНБ (см. табл. 1).

На значительную обособленность группировок американского окуня южной (районы 4 и 5) и северо-восточной частей БНБ (район 2) указывают значимо меньшая ( $p < 0.05$ ) зараженность всеми четырьмя видами Мухозоа, гельминтами *S. pleuronectis* pl., *D. varicus*, *P. reflexa* и *H. aduncum* l. при значимо большей встречаемости *L. botryophoron* и личинок *A. simplex*, а также отсутствие трематод *A. koiae* и *L. gibbosus* при наличии лишь здесь цестоды *Bothriocephalus scorpii* и следов инвазии копеподой *S. lumpi*. Обособленность группировок американского окуня южной и северо-восточной частей БНБ обусловлена квазистационарными

круговоротами над этими районами и малыми (40–80 м) глубинами центральной части БНБ. Генетическую неоднородность выборок американского окуня из разных районов БНБ подтверждают и результаты комплексных исследований его генетических и морфологических особенностей (Valentin et al., 2014; Benestan et al., 2021).

Банка Флемиш-Кап отделена от соседней БНБ глубоководным желобом Флемиш-Пасс, а действующее над ней замкнутое антициклоническое течение обуславливает дрейф пелагической молодежи рыб преимущественно к центру банки (Серебряков, 1962; Borovkov, Kudlo, 1980; Боровков и др., 2005). Указанные факторы служат относительным барьером для взаимного проникновения рыб данных районов. Это подтверждается отсутствием в составе сообщества паразитов американского окуня банки Флемиш-Кап микроспоридии *L. adeli* (паразит-индикатор), а также гельминтов *S. pleuronectis* pl., *L. botryophoron* и *L. gibbosus*, характерных для данного хозяина в районах БНБ; значимо меньшей встречаемостью паразитов-индикаторов *Myxidium incurvatum*, *M. obliquelineolatum*, *P. sebastei* и *C. nodosus* и значимо большей зараженностью гельминтами *B. scorpii*, *A. simplex* l. и *H. aduncum* l.

К районам 1 (Северная Ньюфаундлендская банка) и 9 (Южный Лабрадор), вероятно, приурочена группировка американского окуня, в значительной степени обособленная от его скоплений на северо-востоке БНБ (район 2). Это подтверждается значимыми ( $p < 0.05$ ) различиями зараженности общими видами паразитов: тремя видами Мухозоа (паразиты-индикаторы), а также гельминтами *S. pleuronectis* pl., *D. varicus* и *P. reflexa* (см. табл. 1, 2). Невысокая мера сходства ( $I_0 = 87\%$ ) составов сообществ паразитов этого хозяина определяется отсутствием в одном из данных районов и наличием в другом некоторых видов Trematoda (*A. koiae*, *H. levinseni*, *L. botryophoron*, *L. gibbosus*) и Hexanauplia (*C. nodosus*, *P. clavatus*).

Таким образом, результаты анализа паразитологических, популяционных и океанографических данных позволяют говорить о наличии на указанной акватории атлантического шельфа Канады шести обладающих собственной репродукцией группировок американского окуня, которые можно квалифицировать как формы популяционного ранга (в понимании Яблокова, 1987). Наиболее обособленные группировки приурочены к зал. Святого Лаврентия и банке Флемиш-Кап. В направлении первой из них возможны ограниченные миграции американского окуня из смежных районов акватории шельфа Новой Шотландии и банки Сент-Пьер, где, согласно результатам паразитологических исследований, обитает единая группировка этого вида. В южной части БНБ также обитает единая группировка амери-

канского окуня. Ее обособленность от группировок вида в северо-восточной части БНБ и самой северной (Северная Ньюфаундлендская банка и Южный Лабрадор) обеспечивают океанографический режим, а также малые глубины центральной части БНБ и относительно оседлый образ жизни американского окуня. Обособленность группировки американского окуня в районе банки Флемиш-Кап от указанных выше группировок определяют замкнутое антициклоническое течение и наличие глубоководного желоба, отделяющего ее от БНБ.

Результаты представленной внутривидовой дифференциации американского окуня, выполненной на основе анализа географических особенностей составов сообществ его паразитов, не противоречат имеющимся в литературных источниках данным комплексного анализа генетических и морфометрических особенностей этого вида. Полученные сведения востребованы при уточнении статуса выделенных группировок, вероятных границ между ними и при регулировании промысла американского окуня.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Анализ состава пресноводной ихтиофауны Северо-Восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. 1978. Т. 57. Вып. 2. С. 165–174.
- Андряшев А.П. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. 1979. С. 117–138.
- Бакай Ю.И. Эколого-паразитологическая характеристика золотистого морского окуня *Sebastes marinus* (Scorpaeniformes) // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 15. № 4. С. 706–715.
- Бакай Ю.И. Особенности формирования фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии / Сб. статей. Севастополь: Бондаренко Н.Ю. 2016. С. 208–211.
- Бакай Ю.И. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа его паразитофауны // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 341–350.
- Бакай Ю.И., Груднев М.А. Фауна миксоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 317–329.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1995. 22 с.
- Барсуков В.В., Захаров Г.П. Морфологические и биологические особенности американского морского окуня // Тр. ПИНРО. 1972. Т. 28. С. 143–173.
- Барсуков В.В., Оганин И.А., Павлов А.И. Морфологические и экологические различия *Sebastes fasciatus* и *S. mentella* на Ньюфаундлендском шельфе и банке Флемиш-Кап // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. № 5. С. 791–803.
- Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 1970. 326 с.
- Боровков В.А., Карсаков А.Л., Васьяков А.А. Роль циркуляции вод в динамике урожайности поколений морского окуня и трески банки Флемиш-Кап // Вопр. промысл. океанологии. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. Вып. 2. С. 243–252.
- Бреев К.А. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 105. С. 109–126.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 1985. 120 с.
- Гаевская А.В. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 1984. 35 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А. Паразитологический метод в популяционных исследованиях рыб Атлантического океана и его морей // Биологические ресурсы Атлантического океана. М.: Наука. 1986. С. 329–338.
- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследований Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. 1973. Т. 7. Вып. 2. С. 191–192.
- Зубченко А.В. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб открытой части Северной Атлантики // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1993. С. 39–60.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 1971. 229 с.
- Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных: Методическое пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 2010. 84 с.
- Литвиненко Н.И. Миграции морских окуней рода *Sebastes*, Scorpaenidae Северной Атлантики и их связь с течениями // Актуальные проблемы обществ., естеств. и техн. наук: Тез. докл. Пермь. 1981. С. 49–50.
- Литвиненко Н.И. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 1985. 22 с.
- Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилежащих морей / АтлантНИРО. Калининград. 1984. 28 с.



- Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. 1974. 444 с.
- Серебряков В.П. К изучению ихтиопланктона районов Ньюфаундленда и Лабрадора // Совет. рыбохоз. исслед. в северо-западной части Атлантического океана. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. 1962. С. 227–233.
- Сорокин В.П. Род морские окуни // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. 1977. Ч. 2. С. 58–90.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. (Метод. пособ. по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР. 1959. 164 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 1987. 304 с.
- Янулов К.П. О группировках окуня-клевача (*Sebastes mentella*) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе // Совет. рыбохоз. исслед. в северо-западной части Атлантического океана. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. 1962. С. 285–296.
- Artamonova V., Makhrov A., Karabanov D. et al. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Nat. Hist. 2013. V. 47(№ 25–28). P. 1791–1801.
- Bainbridge V., Cooper G. Populations of *Sebastes* larvae in the North Atlantic // Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull. 1971. № 8. P. 27–35.
- Benestan L.M., Rougemont Q., Senay C. et al. Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evol. Appl.* 2021. V. 14. № 2. P. 588–606.
- Bourgeois C.E., Ni I.-H. Metazoan parasites of Northwest Atlantic redfishes (*Sebastes* spp.) // *Can. J. Zool.* 1984. V. 62. P. 1879–1885.
- Borovkov V.A., Kudlo B.P. Results of USSR oceanographic observations on Flemish Cap, 1977–78 // International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries: Selected Papers № 6. Dartmouth, Canada: ICNAF, 1980. P. 47–52.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // *J. Parasitol.* 1997. V. 83. № 4. P. 575–583.
- Hemmingsen W., MacKenzie K. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // *Adv. Mar. Biol.* 2001. V. 40. P. 1–80.
- Kabata Z. Parasites as biological tags // International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries: Special Publication № 4. Dartmouth, Canada: ICNAF, 1963. P. 31–37.
- Khan R.A., Bowering W.R., Bourgeois C. et al. Myxosporean parasites of marine fish from the continental shelf off Newfoundland and Labrador // *Can. J. Zool.* 1986. V. 64. P. 2218–2286.
- Køie M. On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuroidae) // *Z. Parasitenkd.* 1979. V. 59. P. 67–78.
- Køie M. On the morphology and life-history of *Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, and a comparison of its developmental stages with those of *P. atomon* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 (Trematoda, Opencolidae) // *Ophelia*. 1981. V. 20. № 1. P. 17–43.
- Køie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // *Can. J. Zool.* 1993. V. 71. P. 1289–1296.
- Lambert Y., Dutil J.-D., Sévigny J.-M. Variability in reproductive characteristics and larvae production of redfish (*Sebastes fasciatus*) in the Gulf of St. Lawrence // Redfish Multidisciplinary Research Zonal Program (1995–1998): Final Report. Gascon D. Ed. / Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2003. № 2462. P. 99–118.
- Lile N.K., Halvorsen O., Hemmingsen W. Zoogeographical classification of the macroparasite faunas of four flatfish species from the northeastern Atlantic // *Polar Biol.* 1994. V. 14. P. 137–141.
- MacKenzie K., Abaunza P. Chapter 11 – Parasites as biological tags // Stock identification methods: applications of fisheries science. *Cadrin S.X., Friedland K.D., Waldman J.R.*, eds. New York: Academic Press. 2005. P. 211–226.
- MacKenzie K., Hemmingsen W. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters // *Parasitology*. 2015. V. 142. № 1. P. 54–67.
- Melnikov S.P. Intraspecific structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic oceans // *J. Ichthyol.* 2016. V. 56. № 1. P. 52–71.
- Moran J.D.W., Arthur J.R., Burt M.D.B. Parasites of sharp-beaked redfishes (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) collected from the Gulf of St. Lawrence, Canada // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. P. 1821–1826.
- NAFO, Regulatory Area map. 2020. <https://www.nafo.int/Portals/0/Images/maps/RegulatoryAreaMap.png> Accessed 20.11.2020.
- Roques S., Sévigny J.-M., Bernatchez L. Evidence for broad-scale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // *Mol. Ecol.* 2001. V. 10. P. 149–165.
- Saborido-Rey F. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Scorpaenidae) in the North Atlantic: Species and population identification using morphometric techniques; Growth and reproduction of the Flemish Cap populations // PhD Thesis, Madrid: Univ. Autónoma. 1994. 276 p. (in Spanish).
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // *Evol. Appl.* 2017. V. 10. № 1. P. 77–90.
- Scott J.S. Trematode populations in the Atlantic argentine, *Argentina silus*, and their use as biological indicators // *J. Fish. Res. Board Can.* 1969. V. 26. P. 879–891.
- Scott J.S. Helminth parasites of redfish (*Sebastes fasciatus*) from the Scotian Shelf, Bay of Fundy, and eastern Gulf of Maine // *Can. J. Zool.* 1988. V. 66. № 3. P. 617–621.
- Sindermann C.J. Parasitological tags for redfish of the western North Atlantic // International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries: Special Publication № 3. Dartmouth, Canada: ICNAF, 1961. P. 111–117.
- Smith J.W. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Mala-

- costraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // *J. Helminthol.* 1983. V. 57. P. 167–177.
- St-Pierre J.-F., de Lafontaine Y.* Fecundity and reproduction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1995. № 2059. P. 1–32.
- Templeman W.* Redfish distribution off Baffin Island, Northern Labrador, and in Ungava Bay in August–September 1959 // *International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries: Special Publication № 3.* Ottawa: Fisheries and Oceans Canada. P. 157–162.
- Templeman W.* Incidence of subcaudal melanophores in pre-extrusion larvae of redfish species in the Newfoundland–Labrador area // *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 1980. V. 1. P. 7–19.
- Valentin A.* Structure des populations de *Sébaste* de L'Atlantique du nord-ouest dans un contexte de gestion des stocks et d'évolution: Thèse de Doctorat. Quebec: Univ. Quebec. 2006. 212 p.
- Valentin A., Sévigny J.-M., Chanut J.-P.* Geometric morphometrics reveals body shape differences between sympatric redfish *Sebastes mentella*, *S. fasciatus* and their hybrids in the Gulf of St Lawrence // *J. Fish Biol.* 2002. V. 60. P. 857–875.
- Valentin A., Penin X., Chanut J.-P. et al.* Combining micro-satellites and geometric morphometrics for the study of redfish (*Sebastes* spp.) population structure in the Northwest Atlantic // *Fish. Res.* 2014. V. 154. P. 102–119.
- Williams H.H., MacKenzie K., McCarthy A.M.* Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Rev. Fish Biol. Fish.* 1992. V. 2. P. 144–176.
- WoRMS Editorial Board, World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>. Accessed September, 2019.

## Ecological and Population Characteristics of the Acadian Redfish *Sebastes fasciatus* Storer, 1856 (Scorpaeniformes: Sebastidae) Inferred from Analysis of Its Parasite Community Composition

Yu. I. Bakay<sup>a</sup> and A. Yu. Rolskii<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>*Polar Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO) (PINRO named after N.M. Knipovich), Murmansk 183038, Russia*

<sup>b</sup>*Murmansk State Technical University, Murmansk 183010, Russia*

Results of a study of composition, ecology, and formation of parasite communities in the Acadian redfish *Sebastes fasciatus* are considered in the present article. The geographical features of parasite community composition in this host fish species indicate the existence of six Acadian redfish groups with different degrees of isolation in the Northwest Atlantic. The most isolated groups inhabit the Gulf of St. Lawrence and the Flemish Cap waters. The results of a comparative analysis of genetic data and some morphological characters of *S. fasciatus* available in published literature are consistent with the findings of the present study.

**Keywords:** Acadian redfish *Sebastes fasciatus*, ecological and population characteristics, parasite communities, formation, Northwest Atlantic